植 物 分 类 学 报　33(4):313—339(1995)
Acta Phytotaxonomica Sinica

金缕梅科：地理分布、化石历史和起源*

张志耘　路安民
（中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室，北京 100093）

HAMAMELIDACEAE: GEOGRAPHIC DISTRIBUTION, FOSSIL HISTORY AND ORIGIN

Zhang Zhi-yun　Lu An-ming
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract The family Hamamelidaceae is one of the core (or key) groups for studying the phylogeny of Hamamelids. It is an important taxon for the palaeobotanists and the botanists in discussing the origin and early evolution of the angiosperms owing to its strong differentiation of gross and pollen morphological characters. In this paper, the systematic position, modern distribution pattern and fossil history of the genera are analyzed, and the place and time of origin of the family are discussed according to the principle of the unity between the phylogeny and distribution of plants. The paper consists four parts.

1 The distribution of family The family Hamamelidaceae comprises 30 genera and 144 species disjunctly distributed in west, east and southeast Asia, east and south Africa, northeast Australia, Oceania, Central America and southeastern North America; there are no records from Europe and South America. The plants of this family are primarily distributed in tropical and subtropical mountainous regions. In Asia, the northern limit is 43° N (Hokkaido, Japan) and the southern limit is 7° S (Java). In Africa, the southern limit is 36° S (Cape Town, Africa). There are three monotypic genera in Queensland of Australia. In North America, the northern limit is 50° N (in southern Canada), the southern limit is 11° S (in Nicaragua).

2 The systematic position and distribution pattern of each genus After analyzing the systematic position and the modern distribution pattern of each genus in this family in detail, we are able to recognize two types of distribution patterns: (A) a tropical distribution (18

* 国家自然科学基金资助重大项目。
张宏达教授提供宝贵意见，耿宝印副研究员提供化石资料，张泰利高级实验师清绘插图，特此致谢。
The project supported by the National Natural Science Foundation of China.
1994-10-05 收稿。

genera), including (1) distribution in tropical Asia: *Exbucklandia*, *Rhodoleia*, *Mytilaria*, *Chunia*, *Altingia*, *Tetrathyrium*, *Maingaya*, *Embolanthera*, *Eustigma*, *Sycopsis*, *Distylium*; (2) distribution in tropical Central America: *Molinadendron*, *Matudaea*; (3) distribution in tropical Africa: *Dicoryphe*, *Trichogladus*; (4) tropical Oceania distribution: *Ostrearia*, *Neostrearia*, *Noahdendron*. (**B**) temperate distribution, including (5) Asian distribution: *Disanthus*, *Semiliquidambar*, *Loropetalum*, *Corylopsis*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*, *Shaniodendron*; (6) western Asian distribution: *Parrotiopsis*, *Parrotia*; (7) western Asian-eastern Asian-North American disjunct distribution: *Liquidambar*; (8) eastern Asian-North American disjunct distribution: *Hamamelis*; (9) North American distribution: *Fotherigilla*.

3 The distribution of species According to Takhtajan's (1978) delineation of the world's flora, there are 10 distribution types found within the Hamamelidaceae (Table 1). They are (1) the East Asiatic Region, with 16 genera and 81 species, which ranks first based on numbers of species and genera; (2) the Indochinese Region, with 12 genera and 40 species, which ranks second. (3) the Madagascar Region, with one genus and 13 species; (4) the Caribbean Region, with four genera and eight species; (5) the North American-Atlantic Region, with three genera and six species; (6) the Malesian Region, with four genera and six species; (7) the Iran-Turanian Region, with three genera and three species; (8) the Sudano-Zambezian Region, with one genus and three species; (9) the North Australian Region, with three genera and three species; (10) the Cape Region, with one genus and two species. We found that there are 121 endemic species of Hamamelidaceae in the ten regions mentioned above, which represent 84.0% of all species in this family. In the Eastern Asiatic Region and Indochinese Region, the endemic species, which usually are considered to be palaeo-endemic species, represent 72.8% and 47.5% respectively of all species. We consider the species in other Regions to be neo-endemic species. In China, there are 18 genera and 78 species, which represent 60.0% and 54.2% of the species (Table 2). Most of the Chinese species occur south of the Yongtze River.

4 Discussion

4.1 The center of distribution Our studies indicate that there are 19 genera and 102 species in the southern part of the Eastern Asiatic Region and northern part of the Indochinese Region, which represent 63.3% and 70.8% respectively of all genera and species. All six subfamilies, representing different evolutionary stages in the Hamamelidaceae, including the Disanthoideae, Exbucklandioideae and Rhodoleioideae, which were considered to be the most primitive in this family, are all found in this region. Our analysis shows that southern Eastern Asiatic Region and Northern Indochinese Region form the distribution center for the Hamamelidaceae.

4.2 The place and time of origin The fossils of Hamamelidaceae are comparatively abundant in angiosperms. The earliest fossil records of this family were found in Europe and North America dating from the Upper Cretaceous. For exampl, fossil seeds of *Disanthus* and

Rhodoleia were distributed in Central Europe during the Upper Cretaceous. The infructescences and fossil pollen of *Liquidambar* appeared during the Upper Cretaceous in the Amur area (the area between Russia and Heilongjiang, China) and America respectively. Fossil flowers of *Hamamelis* are known from the Upper Createous of southern Sweden. It is noticed that the four groups known from fossils mentioned above represent four different subfamilies. In addition, the abundant fossils of this famly are widely distributed throughout the Paleocene and Neocene in Asia, Europe and North America. Interestingly, no fossils of the family have been found in the Southern Hemisphere. The five genera of Hamamelidaceae presently occurring in the Southern Hemisphere are not considered as the most primitive groups. A Laurasian origin of the Hamamelidaceae is the refore supported by fossil evidence. In order to further discuss the place and time of origin of this family, an analysis of place of origin should be combined with information from the distribution of the primitive groups and outgroups of the Hamamelidaceae. Based on the statistics of distribution types, there are three primitive subfamilies and three primitive genera of the Hamamelidaceae in the southern Eastern Asiatic Region and northern Indochinese Region. *Disanthus* (Disanthoideae), distributed in China and Japan, is considered to be the most primitive genus because of its large and persistent stipules, palmatenerved leaves, bisexual flowers and superior ovary. Two additional primitive genera, *Exbucklandia* (Exbucklandioideae) and *Rhodoleia* (Rhodoleioideae) also appear in the above regions. The "lower" Hamamelidae sensu Endress (1989c) (including Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae, Myrothamnaceae, Eupteleaceae and Platanaceae) were selected as outgroups in this analysis. Of these, except for the comparatively advanced Myrothamnaceae occurring in Madagascar and the Sudano-Zambezian Region, the four primitive families and the one most primitive species of Platanaceae are found only in the Asiatic Region and northern Southeast Asia. Combined with the fact that all the primitive groups of this family also appear in the southern Eastern Asiatic Region and northern Indochinese Region, it is reasonable to consider the above region to be the possible birthplace of the Hamamelidaceae based upon the principle of common origin. In the Hamamelidaceae, the pollen fossils of *Liquidambar*, which is considered to be a more advanced group in the family, occurred very early (during the Cenomanian in the Upper Cretaceous). Fossil flowers of *Hamamelis*, also a comparatively advanced genus in the Hamamelidaceae, are found in southern Sweden during the Santonian-Campanian of the Upper Cretaceous. The fact that primitive and advanced groups both appeared during the Upper Cretaceous and became more abundant in the Tertiary indicates that the ancestral Hamamelidaceous groups may be traced at least back to the Lower Cretaceous.

4.3 The causes for the formation of the modern distribution pattern The Hamamelidaceae were widely distributed in the Northern Hemisphere during the Upper Cretaceous and early Tertiary, when global climate was warmer. This distribution pattern indicates that most plants became extinct at high and middle latitudes because of the climatic changes

during the late Tertiary, and especially during the Quaternary glaciation. The Caucasus region and eastern Asia (especially the tropical and subtropical mountains), are usually considered to have been refuges during the glacial period. For example, *Disanthus*, *Rhodoleia*, *Corylopsis* and *Parrotia*, which were widely distributed in Europe and the United States, occur now only in Southern China and the Caucasus region. *Mytilaria*, *Altingia* and *Distylium* once appeared in North America, but are only found now in eastern Asia. *Sinowilsonia* and *Fortunearia* also became extinct from northern Japan to Europe and now occur in eastern Sichuan, western Hubei and western Henan. East China, especially central and southern China, was not covered by continental ice sheets. After the early Pleistocene, the Qinling range was gradually uplifted to its present altitude and became a barrier to air masses moving southward from Siberia to central and southern China. With the blockage of cold, dry air from the north, the climate of central and southern China has become wetter and warmer (Ying *et al.*, 1993). Since Pleistocene, China has not suffered great geologic and climatic changes. This may explain the persistence of the majority of species of Hamamelidaceae in southern Asia, especially south of the Yangtze River in China. Geologic changes happened several times in North America during the same period. During the Upper Cretaceous, Central America was inundated by the sea. From the Tertiary to the Quaternary, several glaciations occurred in North America. As a result of the uplift of major north-south trending mountain systems, the weather in western America became colder and drier, while the stratum in East America became colder and drier. From the Mississippi River to Florida region, during the period of glaciation, the climate is believed to have been favorable for the preservation of many plant species farther north. Therefore, *Liquidambar* and *Hamamelis* were able to survive in North America and now disjunctly distributed in western Asia, eastern Asia and southeastern North America. *Fothegilla* also became extinct in Europe and now occurs only in the southeastern United States. The differentiation of two genera, *Molinadendron* and *Matudaea* took place in the warm parts of Central America. The Indian plates (including the Himalayan region) which was originally a part of Gondwanan land, collided with the Eurasian continent in the Miocene. During the rising of the Himalayas, this region retained its warm, wet climate and served as a migration route for plants between Laurasia and the Indian plate. There are seven genera and eight species of Hamamelidaceae, *Exbucklandia populnea*, *Liquidambar formosana*, *Altingia excelsa*, *Corylopsis himalayama*, *Loropetalum chinense*, *L. indicum*, *Sycopsis griffithiana* and *Distylium indicum*, that now appear in this region. These genera and most of the species also occur in eastern and southeastern Asia. These plants may have been dispersed to India and the Himalayan regions during the Miocene and differentiated into three endemic species there. The last consideration is explaining the disjunct distribution of five genera in the Southern Hemisphere. There are three different explanations: (1) After the separation of Gondwanan land and Laurasia land, there were still some island connections between these two lands. The ancestral

hamamelidaceous plants (including *Dicoryphe* and *Trichogladus*) might have dispersed through Europe to Africa. Other Laurasian genera (including *Ostrearia*, *Neostrearia* and *Noahdendron*) might have dispersed through the Pacific Ocean islands to Australia. Then they differentiated into the endemic genera as we see today. This view seems to be supported by the fossil pollen of *Dicoryphe* in the Tertiary of Scotland; (2) According to the phylogenetic analyses of the subfamily Hamamelidoideae by Endress (1989a), the coincidence of these two unique features, i. e. the anther thecae opening by a single valve that serves both pollen sacs, and their exclusively Gandwanan distribution (Australia, Madagascar, Comores, Africa), makes it highly probable that the five genera form a phylogenetic unit (subtribe Dicoryphinae) with the family. They may be separated from the Hamamelidaceae of Laurasia treated as a new family. However, this sentiment should be studied further. (3) the undoubtedly logical explanation for the disjunct distribution of the Hamamelidaceae between the Southern and Northern Hemisphere is that the ancestral hamamelidaceous plants originated before the separation of Laurasia land and Gondwana land. Based on this speculation, the time of origin of the Hamamelidaceae might be dated back to the early Jurassic, or even Triassic. Unfortunately, there are no reliable fossil records of angiosperms in the Jurassic or Triassic and also no fossil data of any modern plant groups being distributed across the supercontinent of Gondwana land. However, The southern group probably goes back at least to the Upper Cretaceous, which is corroborated by the fact that fossil flowers of Hamamelidaceae with univalvate thecae are known from the Upper Cretaceous (Upper Santonian or Lower Campanian) (of Sweden) (Friis 1985) as already mentioned. The five extant genera are highly endemic relics (some almost extinct) of a primitive group of the tribe Hamamelideae, which was already present in the Upper Cretaceous or earlier in Gondwana land.

Key words Hamamelidaceae; Geographic distribution; Fossil history; Origin

摘要 本文利用系统发育与地理分布相结合的方法，探讨金缕梅科各属植物的系统位置和分布式样，并结合化石、古地理及古气候等证据，讨论该科的分布中心、可能的起源时间和地点以及现代分布式样形成的原因。研究结果表明：全世界金缕梅科植物共 30 属 144 种，间断分布于亚洲西部、东部、东南部，非洲东部、南部，大洋洲的澳大利亚东北部以及中美洲和北美洲的东南部，欧洲和南美洲尚无现代类群分布的记载。它基本上是一个热带和亚热带山地分布的科。通过对该科 30 个属的系统位置及其分布式样的分析，将金缕梅科属的分布归纳为：A. 热带分布类型(18 属)，包括(1)热带亚洲分布(11 属)，(2)热带中美洲分布(2 属)，(3) 热带非洲分布(2 属)，(4)热带大洋洲分布 (3 属)；B. 温带分布类型 (12 属)，包括(5) 东亚分布(7 属)，(6)西亚分布(2 属)，(7)西亚-东亚-北美间断分布 (1 属)，(8)东亚-北美间断分布(1 属)，(9) 北美分布(1 属)。东亚区南部到印度支那区北部(即中国长江以南至中南半岛北部地区)是它的现代分布区中心；根据化石证据、原始类型分布和外类群分布分析，提出该科植物起源于劳亚古陆，并曾经有一个很长的白垩纪历史，至少在早白垩纪金缕梅科植物的先驱就已经出现。最后，从地质和气候的变迁等方面探讨了金缕梅科现代分布区形成的原因。

关键词 金缕梅科； 地理分布； 化石历史； 起源

金缕梅科 Hamamelidaceae 是研究金缕梅类植物 Hamamelids 系统发育的核心类群之一。该科植物在外部形态、花粉形态等方面强烈分化，使之成为古植物学家和现代植物学家探讨被子植物起源与早期进化的一个重要类群。全世界有金缕梅科植物 30 属 144 种，分布于新、旧大陆的热带、亚热带和暖温带。目前，区域性植物志已基本完成，种类及分布已基本摸清，一些重要的类群作了专著性或修订的研究工作。继 Harms (1930) 所作的分类学研究后，Bogle 等(1980) 和 Endress (1989b) 基于孢粉学，花部解剖学及其它证据各自提出了新的分类系统，对亚科、族和亚族作了不同的划分。不少学者在形态学、解剖学、细胞学、孢粉学、胚胎学、植物化学甚至物种生物学等方面也都进行了广泛而详细的研究(Margaret *et al.*, 1994; Gu *et al.*, 1991)。尤其是七十年代以来，该类群化石植物的发掘比较丰富，约一半的属发现有化石记录，这为我们深入研究该科的分类和系统关系提供了重要证据。但是，迄今尚未有人对它的世界性地理分布进行过研究，只有戴蕃瑨(1982)对我国金缕梅科植物进行了地理分布的初探。本文利用系统发育与地理分布相结合的方法，试图从时间和空间以及性状演化的关系等方面来探讨该科各属植物的系统位置和分布式样，并结合化石、古地理及古气候等证据，讨论该科的分布中心、可能的起源时间和地点以及现代分布式样形成的原因，从而为全面研究金缕梅类和原始被子植物的起源与进化提供植物地理学和区系学的证据。

本文分亚科的系统采用张宏达 (1979) 的处理，其中属数最多的金缕梅亚科分族和分亚族的系统采用 Endress (1989b)的观点。世界植物区系分区采用塔赫他间(1978) 的划分。

1 科的分布

全世界金缕梅科植物共 30 属 144 种，间断分布于亚洲西部、东部、东南部，非洲东部、南部，大洋洲的澳大利亚东北部以及中美洲和北美洲的东南部 (Fig. 1)。它基本上是一个热带和亚热带山地分布的科。在亚洲，分布区的北界约北纬43°(日本的北海道)，亚

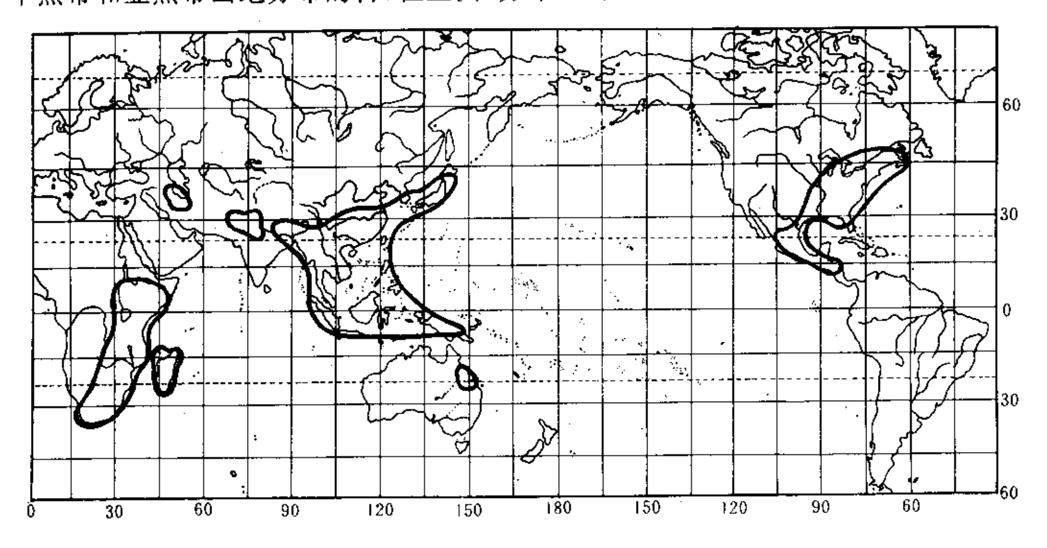


Fig. 1 Distribtuion of the family Hamamelidaceae

洲分布的南缘约在南纬 7°(爪哇岛)。在非洲，分布区的南缘约是南纬 36°(开普敦)。在大洋洲，仅有 3 个单型属集中分布在澳大利亚东北部的昆士兰州。在北美洲，分布区的北界约北纬 50°，(加拿大南部)，南缘在中美洲的尼加拉瓜，约南纬 11°。分布海拔最低的种是 *Neahdendron nicholasii*（海拔 100 m），产澳大利亚昆士兰州。分布海拔最高的种是 *Corylopsis glaucescens*（海拔3000 m），产我国云南西北部。欧洲和南美洲尚无现代类群分布的记载。

2 属的系统位置及其分布式样

2.1 双花木亚科 Subfam. Disanthoideae Harms (1属)

双花木属 *Disanthus Maxim.* 普遍认为该属是现存金缕梅科植物中最原始的属。根据它具大型宿存的托叶、叶片具掌状脉、花两性、子房上位、花粉3沟、外壁具粗网状纹饰、染色体数目 x＝8等，Endress (1989b)将它与壳菜果属、山铜材属和马蹄荷属一起放入马蹄荷亚科。但大多数学者将它自立为一单型亚科(Bogle *et al.*，1980；张宏达，1979)。潘开玉等 (Pan *et al.*，1991)对该属进行了全面的专著性研究，认为双花木亚科比该科的其它亚科更接近于金缕梅亚科。它们可能来自于一共同祖先。

本属仅1种1亚种(Pan *et al.*，1991)，间断分布于我国及日本。*D. cercidifolius* 分布于日本本州的南部及四国，*D. cercidifolius* subsp. *longipes* 分布于我国浙江南部、江西中部、西北部及湖南南部，属于东亚区分布 (Fig. 2.)。常生于海拔200—1200 m 的针叶阔叶混交林的山坡湿地及常绿或落叶阔叶林中，喜生于温暖气候偏酸性土壤中。该属植物的叶片及花粉化石发现于欧洲及格鲁吉亚的中新世 (Stuchlik *et al.*，1987；Mai，1986；Ananova，1982；Gregor，1978)，在奥地利发现有该属马斯特里赫特斯时期的种子化石(Mai，1986)。最早的种子化石，发现于中欧地区白垩纪最晚期的地层中 (Friis *et al.*，1989)。因此双花木属的起源比较古老。

2.2 马蹄荷亚科 Subfam. Exbucklandioideae Harms (1属)

马蹄荷属 *Exbucklandia* R. W. Brown 该属的花开始出现分化，由两性花发展到杂性花，从有花瓣到缺如，子房半下位，种子出现窄翅。对它的系统位置有不同观点，Bogle 等 (1980) 认为它与壳菜果属及山铜材属较接近，将这3个属一起放入马蹄荷亚科。但是根据该属所具有的独特性状，显然，将它们放在同一亚科中是不合适的，因此，我们赞成张宏达 (1979) 将它作为一独立亚科的处理，在本科中处于较原始的地位。

本属共4种，位于北纬 28.3°—南纬 5°(Fig. 2) 其中最原始的长瓣马蹄荷 *E. longipetala* 为我国特有，分布于贵州南部、广西北部及广东北部；三尖马蹄荷 *E. tricuspis* 分布于马来西亚及印度尼西亚；其余两种分布于我国南部、西南部及越南、泰国、缅甸以及不丹、锡金、尼泊尔和印度。其中，马蹄荷 *E. populnea* 可分布到我国西藏东南部察隅，生于2300 m 的常绿林中。该属属于东亚区、印度支那区及马来西亚区分布。我国南部及西南部分布有3种，是该属的分布区中心。该属植物喜生于500—2000 m 的山地常绿林中或林缘沟谷边。叶片的化石发现于古新世、晚渐新世、中新世美国 Oregon 及 Idaho 地区和我国新疆阿勒泰地区 (Smiley，1985；Lakhanpal，1958)；果实化石发现于美国的晚渐新世 (Lakhanpal，1958)。最早的花粉化石是在晚古新世美国加利福尼亚地区发现的

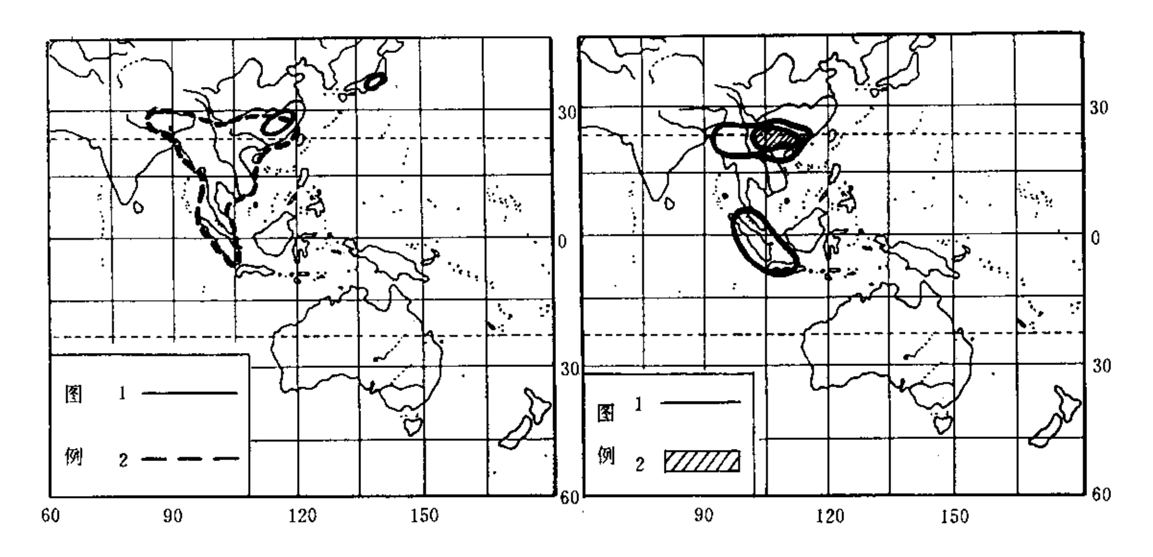


Fig. 2 Distribution of *Disanthus* (1) and *Exbucklandia* (2) Fig. 3 Distribution of *Rhodoleia* (1) and *Mytilaria* (2)

(Gaponoff, 1984)。

2.3 红花荷亚科 Subfam. Rhodoleioideae Harms (1)属

红花荷属 *Rhodoleia* Champ. ex Hook. f. 在金缕梅科中，过去一直以为红花荷属是唯一没有托叶的属，因此，一些学者主张将它作为一独立的科 Rhodoleiaceae (Dahlgren, 1977; Shaw, 1973; Huber, 1963)。但是 Endress (1978) 的研究表明：该属植物具托叶，它无疑是金缕梅科的一个成员。该属植物既有一些较原始的性状，如花较大，两性，雄蕊多数，子房半下位等，也兼有一些较特化的性状，如生于头状花序内侧花的花瓣已消失，叶片多数气孔被块状角质层膜所复盖（潘开玉等，1990），叶脉为羽状环曲脉序，侧脉羽状环结，叶具簇生星状毛（李浩敏等，1988），花部维管解剖较特殊 (Bogle, 1989)，花粉3孔沟，鸟类传粉等。因此，它独自成为一个亚科已得到一致承认(Endress, 1989b; Bogle *et al.*, 1980; 张宏达，1979)。

该属共10种，我国有7种。属的分布区从我国贵州的东南部、云南东南部及西部、广东、广西、海南，一直扩展到缅甸的东北部、越南北部、马来半岛及苏门答腊岛和爪哇岛西部。位于北纬 27°—南纬 7°(Fig. 3)，属于东亚区、印度支那区和马来西亚区分布。常生于海拔2000—2500 m 的高寒中山针叶林或常绿阔叶林中。东亚区(有5种) 和印度支那区 (有6种) 是该属植物的分布中心。该属比较可靠的种子化石最早发现于晚白垩纪的中欧地区 (Friis *et al.*, 1989)。现代分布区仅局限于热带和亚热带地区，说明该属具有孑遗性质。

2.4 壳菜果亚科 Subfam. Mytilarioideae Chang (2属)

壳菜果属 *Mytilaria* Lec. 花两性，基数5—6，胚珠多数与双花木亚科、马蹄荷亚科及红花荷亚科相似。张宏达 (1979) 将它与山铜材属一起，组成壳菜果亚科；Bogle 等 (1980)根据该属叶片及节部解剖学的特征，将它与山铜材属一起作为马蹄荷亚科下一独立的族。该属与双花木属及马蹄荷属不同之处在于托叶仅1枚，具肉质穗状花序，子房下位，叶片气孔器为冠列型（潘开玉等，1990），节部维管束8—12腔隙及迹 (Bogle,

1990b)，细胞染色体基数 x＝13（潘开玉等，1994）。因此，笔者赞成张宏达（1979）的处理，并认为它有可能与上述三个亚科植物来源于较早的共同祖先，在金缕梅科中，仍属进化水平不太高的类群。本属仅有壳菜果 *M. laoensia* 一种，分布于我国云南东南部、广西西南部和广东西部，并向南扩散到老挝和越南北部(Fig. 3)。常生于湿润的山谷坡地常绿林阔叶林中。属于东亚区和印度支那区分布。

山铜材属 *Chunia* Chang　仍然保持了一些较原始的性状，表现在具肉质穗状花序、花两性、雄蕊8枚，这与壳菜果属相似。根据对它们的木材解剖（黄桂玲等，1982)及节部维管束结构（Bogle，1991）的研究，揭示出这两个属有较密切的关系。但山铜材属植物的花无花瓣、风媒，因此，它比壳菜果属进步。本属仅有山铜材 *C. bucklandioides* 一种，特产于我国海南（定安、乐东、保亭），常生于海拔300—750 m 的潮湿山谷或季雨林中，属于印度支那区分布（Fig. 7）。

2.5　枫香亚科 Subfam. Liquidambaroideae Harms（3属）

枫香属 *Liquidambar* L.　该属植物花单性同株，头状或穗状花序，雄花无萼片，雌花亦多无萼片，均无花瓣；花粉具多孔萌发孔，外壁纹饰为小穿孔或小穴(张志耘等，1989；Bogle *et al.*，1980；张金谈，1979；1958)，借风力传粉。基于上述特征，一些学者主张将它和蕈树属 *Altingia* 从金缕梅科中分出，另立为阿丁枫科 Altingiaceae，并认为它们是金缕梅科中最进步的类群。但是，Bogle（1986）详细研究了上述两属的花部形态及维管解剖，发现它们有两性花的痕迹，每心皮有3个维管束等，而与红花荷亚科和马蹄荷亚科有联系，因此，仍将这两个属一起作为一个亚科(Endress，1989b；Bogle *et al.*，1980)。事实上，枫香属和蕈树属在叶片气孔类型（平列型)与金缕梅科的一些类群、花粉萌发孔类型与水丝梨属的某些种，以及染色体基数（x＝8)与双花木属都分别相似，所以笔者支持将它们作为一个亚科的观点。

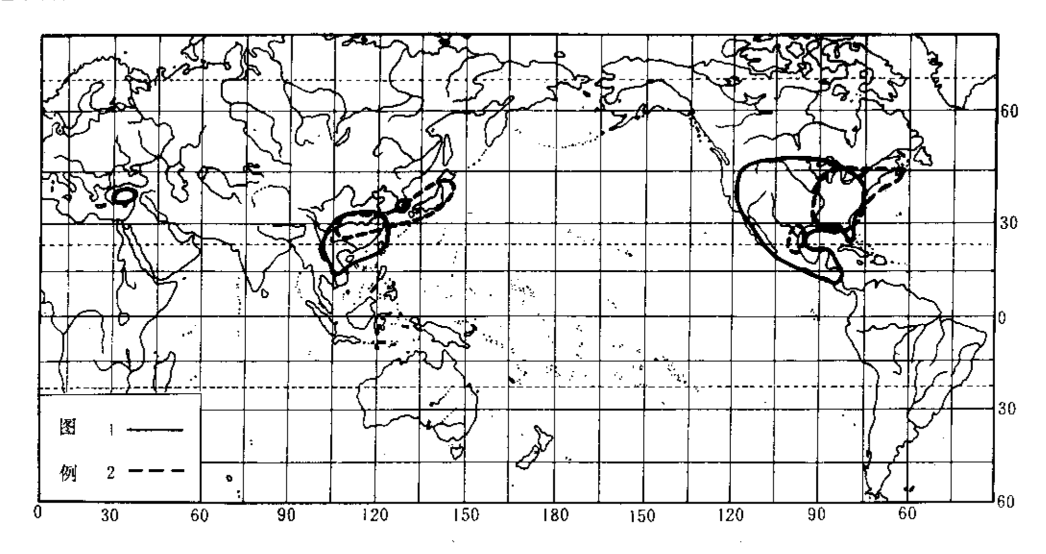


Fig. 4　Distribution of *Liquidambar* (1) and *Hamamelis* (2)

本属共5种1变种，分为两组，间断分布于东亚、西亚和北美与中美（Fig. 4)。枫香树

组 Sect. Cathayambar 仅有枫香树 *L. formosana* 一种，分布于我国秦岭及淮河以南，并扩散到朝鲜南部及越南和老挝的北部，常生于海拔500—1400 m 的山坡林中或山谷林缘和路旁。该种的雌花和蒴果仍保留有萼齿，果序有20—40多个蒴果，是该属中较原始的种。其变种山枫香树 *L. formosana* var. *monticola* 分布于我国四川、湖北、贵州、广西和广东。苏合香组 Sect. Liquidamber 共4种，雌花均无萼齿，是较进化的组。缺萼枫香树 *L. acalycina* 特产于我国长江以南的大部分地区，*L. orientalis* 孤立地分布于西亚的小亚细亚、希腊的罗得岛及土耳其安纳托利亚高原的西部及西南部。*L. macrophylla* 为墨西哥、危地马拉、洪都拉斯和尼加拉瓜等地区所特有，*L. styraciflua* 分布到墨西哥、美国和加拿大的东部。该属属于东亚区、印度支那区、伊朗-土兰区、加勒比区及大西洋-北美区分布。

该属植物的花粉化石发现于晚白垩世塞诺曼期的美国 Oklahoma 地区(Hedlund, 1966)及古新世我国东北地区（孙湘君，1979)，比较可靠的球形果序的化石亦发现于晚白垩纪的阿穆尔河地区（俄罗斯与我国黑龙江的接壤处）(Friis *et al.*, 1989)。在北半球各地的白垩纪中期至第三纪广布该属花粉、叶片和果实的化石(Gregor，1990，1978；David，1989；Hably *et al.*，1989；Zhilin，1989；Uemura，1988；Stuchlik *et al.*，1987；Tiffney，1986；Smiley，1985；Wolfe，1977；Knobloch，1969；Kolakavzkü，1964；Kuprianova，1960；Chaney *et al.*，1959)。可见，枫香属在第三纪北半球的分布区是连在一起的，现代所形成的间断分布是由于地质变迁和气候变化的结果。在东亚，分布有该属的原始种类和进步种类，此外，与枫香属近缘的半枫荷属和蕈树属亦仅分布于东亚区，因此，东亚区是该属的分布中心，也可能是它的起源地。

半枫荷属 *Semiliquidambar* Chang　形态性状介于枫香属与蕈树属之间，有人推测它是枫香属与蕈树属的杂交属。在木材解剖(黄桂玲，1986)，透明叶结构（李浩敏等，1988）以及叶表皮特征（潘开玉等，1990）方面，该属与枫香亚科的其余两个属之间没有明显的区别。但它的叶片不分裂或掌状3裂，雄花花药呈倒四角锥形，头状果序基部平截等性状与枫香属不同；它与蕈树属的区别在于叶具离基3出脉，雌花具萼齿，蒴果具宿存花柱，种子无翅。

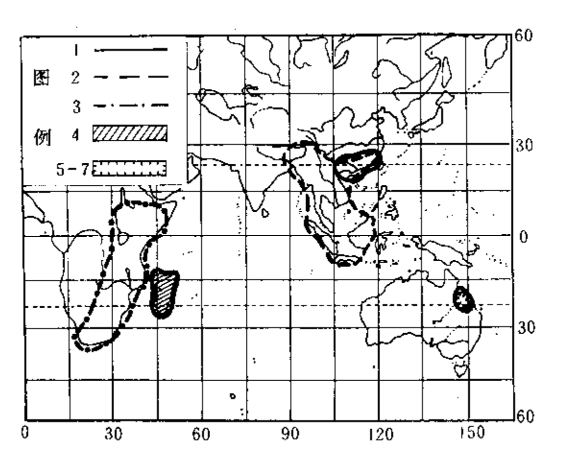


Fig. 5　Distribution of *Semiliquidambar* (1), *Altingia* (2), *Dicoryphe* (3), *Trichocladus* (4), *Ostrearia* (5), *Neostrearia* (6) and *Neahdendron* (7)

本属共3种，全部为我国特有。半枫荷 *S. cathayensis* 是分布最广的种，从福建、江西到贵州南部、广西东南部及北部、湖南和海南。细柄半枫荷 *S. chingii* 分布于福建、江西南部、广东北部、东部以及贵州南部（荔波)。而长尾半枫荷 *S. caudata* 局限于浙江南部（景宁）及福建中部（沙县)。该属全部分布于东亚区(Fig. 5)。常生于海拔600—1000 m 的山谷林中，林缘或溪边。

蕈树属 *Altingia Noronha*　是枫香属的近缘属，两者可能有着共同的祖先。它的叶不分裂，羽状脉，花无萼齿，果实无宿存花柱。

共12种，从我国东部的浙江向西一直到达西藏墨脱，印度及不丹，向南扩散到中南半岛，苏门答腊岛和瓜哇岛，约在东经 90.16°-119.7°，南纬 7°-北纬 29.2°之间(Fig. 5)。属于东亚区、印度支那区及马来西亚区分布。生于海拔720—1300 m 的山地常绿林或原始林中。我国有9种，其中：6种，即 *A. angustifolia*，*A. multinervis*，*A. yunnanensis*，*A. obovata*，*A. gracilipes* 及 *A. tenuifolia* 为我国特有；3种，即 *A. excelsa*，*A. chinensis* 和 *A. siamensis*，除了分布在我国长江以南外，向南还散布到印度支那区；其余3种，即 *A. cambodiana*，*A. indochinensis* 和 *A. poilanei* 分别特产于柬埔寨南部（象山）、老挝及越南。我国南部、西南部以及中南半岛是该属的分布中心。该属的种子化石发现于美国的中始新世，木材化石发现于爪哇岛的第三纪（Bande，1986）。

2.6　金缕梅亚科 Hamamelidoideae Reinsch（4族22属）

2.6.1　金缕梅族 Hamamelideae A. DC.（3亚族10属）

2.6.1.1　金缕梅亚族 Subtrib. Hamamelidinae（1属）

金缕梅属 *Hamamelis L.*　该属在金缕梅族中处于比较孤立的地位，间断分布于东亚、中美及北美，是该族中唯一的落叶性类群，可能与檵木亚族有共同祖先。它的花4数，雄蕊4枚与檵木属 *Loropetalum* 相同，但它的花药每室仅有1个花粉囊，1瓣开裂，在金缕梅亚科中是独特的（马蹄荷亚科也有这种现象），并以其药隔顶端尖而小、具蜜腺状的4枚退化雄蕊为特点。

共6种，我国仅有 *H. mollis* 1 种，特产于我国的四川、湖北、安徽、浙江、江西、湖南及广西。日本有 *H. japonica* 和 *H. megalophylla* 两种，从北海道、本州岛、四国以及九州均有分布，是金缕梅科中亚洲分布最北的种类。*H. virginiana* 和 *H. vernalis* 则分布于北美的东南部，南达佛罗里达州南部（Bogle，1990a）。*H. mexicana* 分布于中美洲的墨西哥。常生于中海拔的次生林中。属于东亚区、大西洋-北美区和加勒比区分布（Fig. 4）。

该属植物的化石曾普遍发现于欧洲，在中新世—上新世均有该属花粉及叶片的化石记录（Hably *et al.*，1989；Stuchlik *et al.*，1987）。叶片化石发现于美国阿拉斯加、落基山、Nevada 及 Idaho 等地（Smiley，1985；Wolfe，1966；Axelrod，1966；Brown，1962），在朝鲜及我国山东，叶片化石均发现于中新世（《中国新生代植物》编写组，1978；Huzioka，1972）。在黑龙江的始新世也发现有它的植物化石（陶君容，1992）。最近，在晚白垩纪 Santonian-Campanian 期，在瑞典南部发现了保存很好的花的化石，为两性花，雄蕊6至7枚，心皮3，花药瓣裂，花粉粒3沟，具网状纹饰，与现存的金缕梅属植物十分相似（Endress *et al.*，1991；Friis *et al.*，1989）。说明该属植物在晚白垩纪已出现，并在第三纪曾广泛分布到欧洲及北美。

2.6.1.2　檵木亚族 Loropetalinae（4属）

檵木属 *Loropetalum* R. Br. ex Reichb.　该属与四药门花属、Maingaya 和 *Embolanthera* 组成关系较密切的一群，来源于一共同祖先，全部分布于亚洲。它与四药门花属具有头状或短穗状花序和花盘状蜜腺，花萼有分离的萼片，子房半下位等共同特征而彼此更为近缘。但是檵木属的花萼裂片、花瓣和雄蕊均为4 数而不同于四药门花属。

共4种，我国有3种，檵木 *L. chinensis* 分布于我国的中部、西南部及南部，向东扩展到日本的本州，向西达印度东北部，生于海拔500—1500 m 的向阳山坡灌丛中。大果檵木 *L. lanceum* 为广西南部的特有种。大叶檵木 *L. subcapitatum* 从广西的西南部扩散到云南的东南部和西南部。*L. indicum* 则仅局限地分布于印度东北部（Fig. 6）。本属属于东亚区和印度支那区分布。

四药门花属 *Tetrathyrium* Benth.　是檵木属的近缘属，但是它的花各部均为5基数，导管穿孔板具多达四十多个横条，未见螺纹增厚而显得更为原始。仅有四药门花 *T. subcordatum* 及思茅四药门花 *T. simaoense* 两种，为我国特有，分布于广东沿海、广西西南部及云南思茅（Fig. 6）。该属属于印度支那区分布。

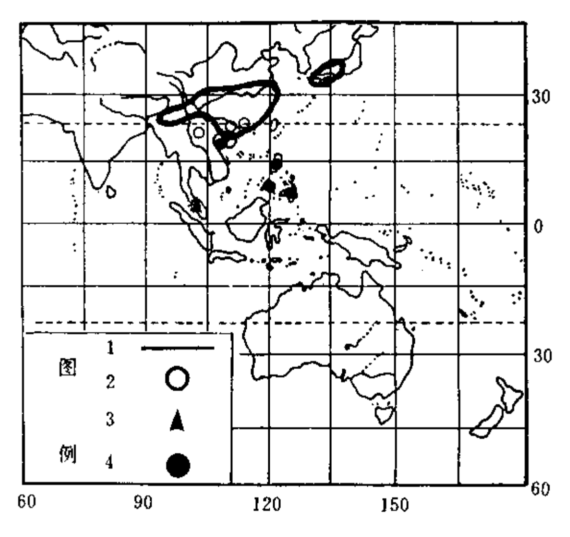


Fig. 6　Distribution of *Loropetalum* (1), *Tetrathyrium* (2), *Embolanthera* (3) and *Maingaya* (4)

Maingaya Oliv.　它的药隔伸长成角状，具5枚退化雄蕊，有较原始的导管等，说明它在该族中进化水平也不高。只有 *M. malayana* Oliv. 1种。孤立地分布于马来半岛的西南部，是当地的特有属。属于马来西亚区分布（Fig. 6）。生于海拔1000 m 的山地。

Embolanthera Merrill.　是 *Maingaya* 的近缘属，但是它具有穗状花序，萼片合生，花瓣基部扩大成耳状，无退化雄蕊，药隔伸长成钻形，子房下位而更独特。共2种，呈间断分布，*E. spicata* 分布于菲律宾西部的巴拉望岛，*E. glabrescence* 分布于北部湾东北部越南与我国广西交界处。该属属于印度支那区和马来西亚区分布(Fig. 6)。这种分布格局说明菲律宾群岛与大陆的植物区系的联系。

2.6.1.3　Dicoryphinae 亚族（5属）

Dicoryphe Du Petit-Thouars　南半球分布的5个属的共同特征是：有大而宿存的托叶，花瓣厚而肉质，花药每室只1瓣开裂。该属与 *Trichocladus* 关系密切，而与金缕梅科东亚分布的类群不同点为：叶大型、革质、互生或对生，花序近头状，每个花序的花常少于20朵，花瓣下垂、有毛、花柱较长。*Dicoryphe* 与 *Trichocladus* 的不同处在于：花两性，有花萼和花瓣，花的各部常为4数（稀5数），偶见雄蕊3枚，显然比 *Trichocladus* 原始。但是它的子房半下位。其中，叶互生的种类有：*D. viticoides*，*D. stipulacea*，*D. graeillis*，*D. angustifolia*，*D. noronhae* 和 *D. buddleoides* 等，分布于马达加斯加岛的中部和东部。叶对生的有：,*D. platyphylla* 和 *D. lanceolata*，分布于科摩罗群岛。全属约13种，局限地分布于马达加斯加岛和科摩罗群岛，属于马达加斯加区分布（Fig. 5）。花粉化石发现于第三纪苏格兰地区（Simpson, 1936）。

Trichocladus Pers　该属子房下位或上位，是 *Dicoryphe* 的近缘属，它的花单性，雌雄

同株或花序中全部为雌花。雄花有花萼和花瓣，花瓣长达3 cm。雌花常无花瓣，花萼裂片4—5数（稀3数），雄蕊常5枚，药隔伸长部份很小。这些性状都比 *Dicoryphe* 更进步。

共5种，*T. grandiflorus* 花序穗状，被认为是该属最原始的种，而其余种类的花序均为头状，它分布于南非的德兰士瓦省的东北部，可能是联系 *Dicoryphe* 的类群。*T. malosanus* 是该属中分布最广的种，从埃塞俄比亚一直到肯尼亚、坦噶尼喀湖和马拉维的林中都普遍有分布，在扎伊尔的沙巴和津巴布韦的北部逐渐变稀少。*T. crinitus* 和 *T. ellipticus* 是该属中较进步的类型，它们的叶片密被星状毛，分布到该属的南界，即从南非的纳塔尔到乔治的林中。该属属于苏丹-赞比亚区和开普区分布(Fig. 5)。

Ostrearia Baillon　与 *Neostrearia* 及 *Neahdendron* 关系较密切，均为两性花，子房半下位。它不同于其它两属在于它的托叶较小，脱落后留下一环状线形的痕迹，花萼在芽中5裂，具5枚退化雄蕊，每室具1枚胚珠，蒴果在萼筒2/3处分离，无毛。仅有 *O. australiana* 1种，分布于昆士兰州的库克敦到塔尔利，生于林中溪边，海拔900 m。属于东北澳大利亚区分布（Fig. 5）。

Neostrearia L. S. Smith　与 *Ostrearia* 相比，本属与 *Neahdendron* 的亲缘关系更为接近，这两属均无退化雄蕊，子房每室具3枚胚珠，其中有2枚败育。该属的托叶为刚毛状，花萼在芽中不裂，后来变3裂，蒴果在萼筒1/2处分离，有星状毛而不同于其余两个澳大利亚特有属。它与 *Maingaya* 不同处在于穗状花序较长，缺乏退化雄蕊。而与 *Embolanthera* 的区别在于单叶和花药2瓣裂。仅有 *N. fleckeri* 1种，分布于 Daintree 到 Tully，生于雨林低地及溪旁。属东北澳大利亚区分布（Fig. 5）。

Neahdendron Endress　可能是澳大利亚特有的3个属中较原始的类群。它的托叶明显地大而宿存，可长达2 cm，花萼裂片明显，花瓣基部有蜜腺。仅有 *N. nicholasii* 1种，零星地分布于 Cap Tribulation 地区，生于海拔100 m 的雨林溪边。属于东北澳大利亚区分布（Fig. 5）。

2.6.2　蜡瓣花族 Corylopsideae Harms（1属）

蜡瓣花属 *Corylopsis* Sieb. & Zucc.　是一个典型的东亚分布属，虽然外部形态上与牛鼻栓属 *Fortunearia* 有某些相似性，但在金缕梅亚科中仍处于比较孤立的地位。该属的花瓣形状与金缕梅科的其它类群显著不同。有的种类为子房上位，导管的梯形穿孔板数目很多，花粉萌发孔为3沟或4沟，偶见有合沟，都表现出某些性状的原始性。

共29种，我国有20种。广布于我国长江流域及其以南各地，有19种分布于云贵高原和四川，并向东到朝鲜和日本，向西扩散到印度和不丹，南止于我国海南，北界到甘肃。*C. coreana* 及 *C. gotoana* 分布于朝鲜和日本。*C. macrostachya*，*C. manipurensis* 及 *C. griffithii* 分布于印度。*C. himalayama* 则同时分布于印度、不丹以及我国的云南、四川及西藏的东南部。*C. spicata* 为日本特有，分布于四国。常生于海拔800—3000 m 的山地、林缘及灌丛中。主要属于东亚区分布（Fig. 7）。我国的南部及四川、贵州、云南是该属的分布中心。

该属植物的化石在第三纪时曾遍布欧洲各地，最早的种子化石和叶片化石分别在早古新世的格陵兰和始新世的英国发现（Koch，1963），以后从中新世到上新世，在西班牙、波兰、法国、意大利、捷克斯洛伐克、德国及格鲁吉亚等地均发现有该属叶片、果实和花粉

的化石（Stucklik *et al.*，1987；Gregor，1990，1978；Stachurska *et al.*，1973；）。值得注意的是，在晚始新世，在美国阿拉斯加，曾发现该属叶片的化石（Wolfe，1977）。但现存该属植物却没有出现在欧洲和美洲，说明在第四纪冰川时期，东亚地区，尤其是我国南部和西南部保存了大量的孑遗植物，而欧洲和北美洲当时的气候和环境，变得异常寒冷和恶劣，以致于蜡瓣花属植物无法生存，并完全绝迹。

2.6.3 秀柱花族 Eustigmateae Harms（3属）

牛鼻栓属 *Fortunearia* Rehd. & Wils. 是我国特有的单型属，根据近来的研究（Endress，1989a），揭示出它与山白树属关系十分密切。该属植物在花序上部生两性花，花瓣退化成针状，十分短小，花药近瓣裂，子房半下位，而生于花序下部的花，逐渐变无花梗，雌蕊败育而成单性花。但它无退化雄蕊而与山白树属有别。仅有牛鼻栓 *F. sinensis* 1 种，

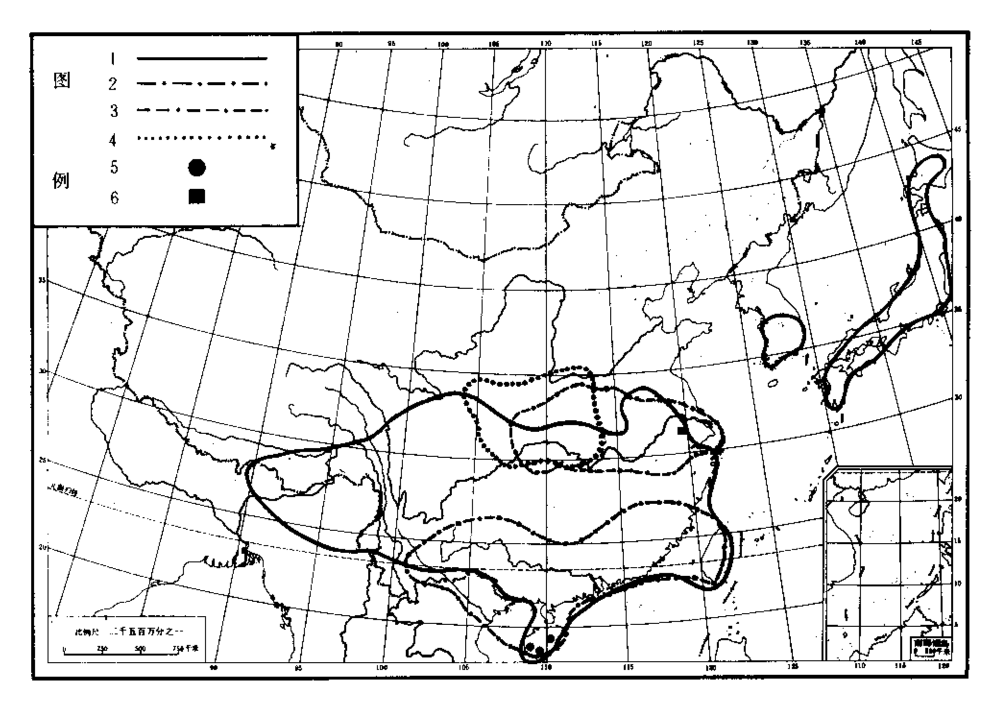


Fig. 7 Distribution of *Corylopsis* (1), *Eustigma* (2), *Fortunearia* (3), *Sinowilsonia* (4), *Chunia* (5) and *Shaniodendron* (6)

分布于川东-鄂西，并向东扩散到安徽、江苏、浙江和江西，向北则扩展到陕西和河南，属于东亚区分布（Fig. 7）。常生于海拔600—1100 m 的温暖的阳坡及林中。蒴果和种子的化石在欧洲 Zwischenmitteln 的中新世（Gregor，1978）以及在日本上新世均有发现（郑勉，1984），说明它曾分布于北半球更北界的欧洲地区，由于冰川的影响而绝迹。

山白树属 *Sinowilsonia* Hemsl. 它是牛鼻栓属的近缘属，是金缕梅亚科中从两性花演化到单性花的一个分支。花序较复杂，有三种花序；雄花序开始为短穗状花序；次年发育成下垂的柔荑花序；而雌花序和两性花序则均为穗状，花只有花萼，花瓣退化。这些都是较进步的性状。但是其子房上位，木材结构及雄蕊发育方式等又带有一定的原始性。

本属只有山白树 *S. hennyi* 1种，也是金缕梅科中我国分布最北的属之一，分布于川东

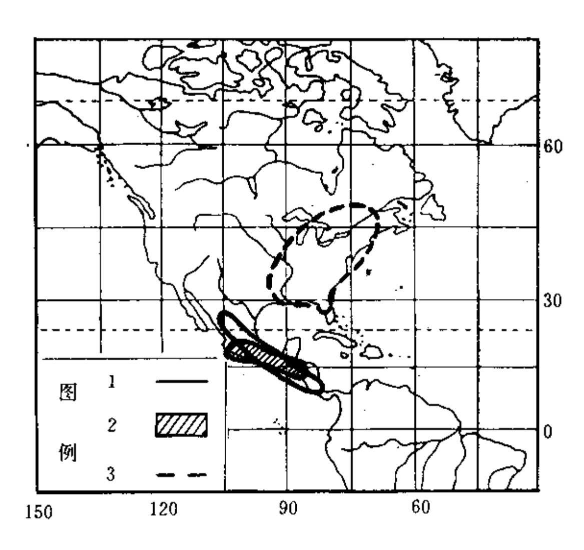
-鄂西及秦岭山地（湖北、四川、河南、陕西、山西及甘肃），属于东亚区分布(Fig. 7)。川东-鄂西强烈显示温带性质（应俊生等，1984），也正处于水杉植物区系的范围内（Hu，1980)。在欧洲的古新世发现有该属的化石（Wolfe，1973），因而它带有孑遗性和古老性。常生长于海拔890—1600 m 的中低山谷、河边及山坡灌丛或密林中。

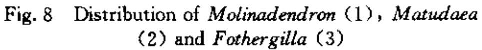
秀柱花属 *Eustigma* Gardn. et Champ. 曾被自立为一单型族 Trib. Eustigmateae (Bogle *et al.*，1980；张宏达，1979；Harms，1930)。Endress（1989a)主要根据它的花瓣退化成鳞片状、花5数、果实常具皮孔 有喙等性状而与无花瓣的山白树属以及花瓣针状的的牛鼻栓属一起，放在同一族内。该属植物的花全部为两性花、花瓣明显退化、无退化雄蕊、子房下位、花萼筒与子房合生，大部分包着蒴果，显示出有较高的演化水平。

共4种，我国均产。*E. stellatum* 分布于云南马关、广南等地，为当地特有，*E. oblongifolium* 和 *E. lenticellatum* 也为我国特有，前者分布于福建、台湾、江西南部、广东、海南、广西及贵州南部，后者仅特产于云南东南部的广南和屏边。*E. balanse* 分布于我国广东、广西、云南以及越南北部。生于海拔1000—1300 m 的山坡林中，该属为东亚区和印度支那区分布（Fig. 7)。

2.6.4 弗特吉族 Fothergilleae A. DC.（8属）

Molinadendron Endress 过去是蚊母树属 *Distylium* 的成员。Endress(1969) 根据其具有穗状花序，无顶生花（而不是圆锥花序，有顶生花），花两性，有宿存的苞片和真正的花萼片，花药2瓣裂而不是简单的纵裂，子房近下位，果实有宿存的花萼片和雄蕊等特征将它们从蚊母属分出而另立一属。此外，其花部解剖(Bogle，1970) 以及花粉形态，尤其是外壁具较独特结构的细网状纹饰，网脊复杂，有多层结构（Bogle *et al.*，1980）也显著不同于蚊母树属以及该族的其它成员。




Fig. 8 Distribution of *Molinadendron* (1), *Matudaea* (2) and *Fothergilla* (3)

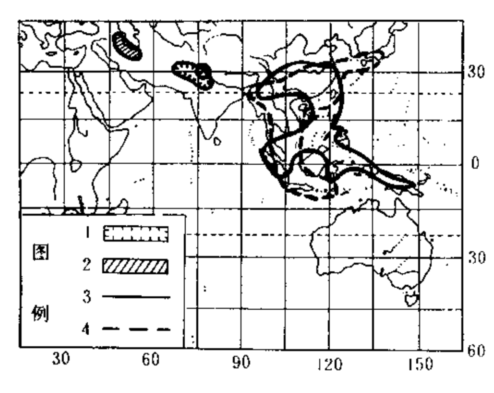


Fig. 9 Distribution of *Parrotiopsis* (1), *Parrotia* (2), *Sycopsis* (3) and *Distylium* (4)

为中美洲特有属，共3种。*M. guatemalense* 分布于危地马拉，*M. hondurense* 广布于洪

都拉斯，而 *M. sinaloense* 则为墨西哥的 Sinaloense 州特有。常生于山地。属于加勒比区分布（Fig. 8）。

Fothergilla J. A. Murray　北美洲的特有属。穗状花序顶生，“瓶刷”状，无花瓣，花丝是花药的几倍之长，在金缕梅科中是十分独特的。Endress(1989a) 认为它与分布于西喜马拉雅的 *Parrotiopsis* 关系密切，它们的共同特征是：落叶乔木，花两性，无花瓣，花丝十分伸长而适应昆虫传粉，花药变短小，雄蕊可多达20枚，并在叶的结构上相似。

仅有 *F. major*，*F. monticola* 及 *F. gardenii* 3种，分布于美国北卡罗来纳州到亚拉巴马州，属于大西洋-北美区分布（Fig. 8）。该属植物的叶片化石在美国华盛顿中始新世有发现（Wolfe，1968），在波兰和格鲁吉亚的中新世-上新世也发现了叶片和花粉的化石（Stuchlik *et al.*，1987；Krakowie，1985）。

Parrotiopsis (Niedenzu) Schneider　它是 *Fothergilla* 的近缘属。托叶大，早落，具顶生的近头状的穗状花序，花常两性，具花萼，无花瓣，药室侧向4瓣开裂，子房半下位，每室1枚胚珠（偶有两枚）。它与 *Parrotia* 的不同处是：具大型白色倒卵形苞片，形成一个漂亮的圆卷包围着花，雄蕊21至25枚，昆虫传粉。该属植物的花粉特征(Bogle *et al.*，1980)显示出它更接近 *Fothergilla* 而与 *Parrotia* 较疏远。此外，它的花瓣退化及花部解剖（Bogle，1970）也显示出它比 *Fothergilla* 和 *Parrotia* 进步。仅有 *P. jacquemontiana* 1种，分布于克什米尔地区北部、西巴基斯坦北部以及阿富汗的东北部，常生于海拔1800—2800 m 的山地中。属于伊朗-土兰区分布（Fig 9）。

Parrotia C. A. Meyer　过去认为该属与 *Parrotiopsis* 接近，Bogle(1970) 认为它与水丝梨属十分相似，表现在均具近头状花序，常有2—8朵花，初生苞片背面被深褐色星状毛，无次生苞片，花两性或同时有雄花排列在花序基部，萼齿常5—10，无花瓣，雄蕊8—15枚，子房2室，每室胚珠1枚。不同的是：水丝梨属的萼齿和雄蕊数目较少。根据 *P. persica* 与 *Sycopsis sinensis* 的杂交的可育性(Endress，1989a)，推测这两个属可能有共同祖先。此外，在 *Parrotia* 中，偶见萼片成叶状，在该科中十分独特。仅有 *P. persica* 1种，分布于里海南部沿海、伊朗北部及外高加索地区。常生于海拔1800—2800 m 的山地或潮湿的落叶林中。属于伊朗-土兰区分布（Fig. 9）。在中中新世—上新世的格鲁吉亚及波兰发现有该属植物花粉的化石（Stuchlik *et al.*，1987），在中中新世—晚中新世的日本本州也有叶片化石的记录（Huzioka，1972）。

水丝梨属 *Sycopsis* Oliv.　花杂性，常雄花和两性花同株，排成穗状或总状花序，有时雄花或雌花排成短穗状或成近头状花序。雄花有退化雌蕊，两性花也偶有雄蕊畸变，雄蕊常1—3枚成束，成为2体或3体雄蕊。花萼齿1—5，无花瓣，子房2室，上位或稍半下位，每室1枚胚珠；此外，花粉萌发孔为不典型的孔状，也明显不同于该族的其它成员。该属在解剖学上木薄壁细胞增加，导管梯状穿孔板较少等特征，都显示出该属是该族中较进步的成员。

共9种，分布于我国华南、西南以及缅甸、老挝、越南南部、马来半岛、苏门答腊岛、加里曼丹岛、苏拉威西，菲律宾及伊里安岛。我国有7种，广布于华南及西南。*S. sinensis* 是广布种，北止于陕西，南达广东和广西。*S. dunnii* 分布区稍偏南，在台湾和缅甸也有分布（Endress，1971）。其它种的分布则比较局限，*S. triplinervia* 分布于四川及云南东北部，*S.*

laurifolia 分布于云南及贵州，*S. yunnanensis* 特产于云南，*S. tutcheri* 分布于福建及海南，*S. salicifolia* 为海南南部吊罗山特有。此外，*S. philipinensis* 分布于菲律宾、马来半岛、苏门答腊岛和巴布亚新几内亚等地，*S. griffithiana* 分布于克什米尔地区，常生于中山地带的常绿林中。属于东亚区、印度支那区和马来西亚区分布 (Fig. 9)。

Endress (1970) 将分布于印度支那区和马来西亚区的 *S. dunnii*、*S. tutcheri*、*S. laurifolia* 以及 *S. salicifolia* 等4种从该属中分出，另立为一新属 Distyliopsis，并认为它与蚊母树属接近而与水丝梨属较疏远。至于它是否能成立，还有待深入研究，本文仍将 *Distyliopsis* 放在水丝梨属中讨论。

蚊母树属 *Distylium* Sieb. et Zucc.　花单性或杂性，雄花常与两性花同株，排成腋生穗状花序、总状花序或圆锥状花序，萼筒极短，花后脱落，萼齿2—6，无花瓣，雄蕊4—8枚，雄花不具退化雌蕊，子房上位，2室，每室具1枚胚珠，花粉具4沟萌发孔而不同于该族其它成员。

共16种，我国有12种，分布于我国的东部、南部及西南部，向北扩散到印度东北部，向东到朝鲜及日本小笠原群岛等地，向南达中南半岛、马来西亚及苏门答腊岛及爪哇岛。常生于海拔500—1200 m 的山坡、林缘、溪边低洼地。*D. racemosum* 为广布种，从我国的福建、浙江、台湾、海南并向东到朝鲜、琉球群岛和日本本州。*D. myricoides* 分布于四川、安徽、浙江、福建、江西、广东、广西、湖南及贵州。其余种类的分布都较局限。*D. rigidifolium* 特产于海南南部尖峰岭的山地雨林。*D. anamicum* 特产于越南安南，*D. lepidotum* 为日本小笠原群岛特有。*D. stellare* 分布到马来西亚、苏门答腊群岛南部、爪哇岛及小巽他群岛。*D. gracile* 除分布到我国台湾及浙江普陀外，琉球群岛也有。*D. indicum* 特产于克什米尔地区。分布于东亚区的种类，常生于低地、林中及溪旁，而分布于印度支那区和马来西亚区的类群，则常生于海拔1000—2700 m 的山坡林中。属于东亚区、印度支那区和马来西亚区分布 (Fig. 9)。在日本本州和美国 Colorado 先后发现该属始新世和中始新世的叶片化石 (Huzioka, 1970; Mac Ginitie, 1969)。以后，在中中新世—上新世格鲁吉亚 (Stucklik *et al.*, 1987) 以及在晚中新世德国也有该属花粉和叶片化石的记录 (Van der Burgh, 1988)。在我国云南晚中新世—上新世也发现了该属叶片化石 (《中国新生代植物》编写组，1978)。

Matudaea Lundell　中美洲特有属。它的花序为穗状或圆锥状，具有多数苞片，花两性、有花萼、无花瓣、雄蕊18—30枚、无退化雄蕊，花药纵向4瓣裂，子房2室、上位，每室有1枚胚珠 (偶见2枚)。花粉具4—6短沟，并有向孔进化的趋势 (Bogle *et al.*, 1980)，明显不同于该族其它成员。它与分布于中美洲的 *Molinadendron* 外部形态也比较相似，但花粉形态显著不同。仅有2种，*M. trinervia* 零星地分布到洪都拉斯、危地马拉以及墨西哥的恰帕斯州，*M. hirsuta* 仅局限于墨西哥南部。属于加勒比区分布 (Fig. 8)。

银缕梅属 *Shaniodendron* M. B. Deng, H. T. Wei et X. P. Wang　该属为第三纪孑遗植物。邓懋彬等 (1992a) 根据小叶金缕梅 *H. subaequalis* 无花瓣这一重要性状，将它从金缕梅属中分出，另立为一新属。托叶狭披针形，苞片中型大，具腋生的头状花序，花3—6朵、两性、先叶开放，雄蕊5—15枚，花丝丝状、下垂，花药较长，子房半下位，花粉3沟、具网状纹饰 (邓懋彬等，1992b)。仅有 *S. subaequale* 1种，特产于我国江苏宜兴。(Fig.

7)。该属植物的叶片化石在第三纪中新世我国山东山旺曾有记录，但被误定为 *Fothergilla* 属，最近，经研究，发现其化石脉序特征与现存的 *Fothergilla* 属植物完全不符，应更正为该属化石（邓懋彬等，1992a）。

基于以上分析，金缕梅科属的分布可归纳为以下分布类型（吴征镒，1979，1991）：(A)热带分布类型（18属），包括 a. 热带亚洲分布（11属）：*Exbucklandia*，*Rhodoleia*，*Mytilaria*，*Chunia*，*Altingia*，*Tetrathyrium*，*Maingaya*，*Embolanthera*，*Eustigma*，*Sycopsis*，*Distylium*；b. 热带中美洲分布（2属）：*Molinadendron*，*Matudaea*；c. 热带非洲分布（2属）：*Dicoryphe*，*Trichocladus*；d. 热带大洋洲分布（3属）：*Ostrearia*，*Neostrearia*，*Noahdendron*。(B)温带分布类型(12属)，包括 a. 东亚分布（7属）：*Disanthus*，*Semiliquidambar*，*Loropetalum*，*Corylopsis*，*Fortunearia*，*Sinowilsonia*，*Shaniodendron*. b. 西亚分布（2属）：*Parrotiopsis*，*Parrotia*；c. 西亚-东亚-北美间断分布（1属）：*Liquidambar*. d. 东亚-北美间断分布（1属）：*Hamamelis*；e. 北美分布（1属）：*Fotherigilla*。

如果进一步按各区特有属比较，东亚区特有属（6属）有 *Disanthus*，*Semiliquidambar*，*Corylopsis*，*Fortunearia*，*Sinowilsonia*，*Shaniodendron*；伊朗-土兰区特有属（2属）有 *Parrotiopsis*，*Parrotia*；东北澳大利亚区特有属（3属）有 *Ostrearia*，*Neastrearia*，*Noahdendron*；苏丹-赞比亚区特有属（1属）有 *Trichocladus*；马达加斯加区特有属（1属）有 *Dicoryphe*；大西洋-北美区特有属（1属）有 *Fothergilla*。

3 种的分布

全世界金缕梅科植物共计有30属144种，统计分析时将亚种和变种包括在种的分布区内。分布情况如下：

3.1 各区种数的比较 按照塔赫他间（1978）对世界植物区系的划分，金缕梅科植物在各区的分布详见表1。按照各个区种/属多少的排列是：东亚区(81/16)、印度支那区（40/12)、马达加斯加区（13/1)、加勒比区（8/4)、大西洋-北美区(6/3)、马来西亚区（6/4)、伊朗-土兰区（3/3)、苏丹-赞比亚区（3/1)、东北澳大利亚区(3/3)、开普区（2/1)。可见，金缕梅科植物在东亚区不论从属数还是种数都占第一位，印度支那区居第二位，其余分布区的属数和种数则明显减少。

3.2 各区特有种的比较 在现存的144种金缕梅科植物中，在西亚-东亚-北美间断分布区以及东亚-北美间断分布区没有一个共有种，种多是以地区特有种出现的。据表1中统计，各区特有种总数竟达121种之多，占全部种数的 84.0%，只有23种跨越2—3个分布区（枫香属跨越5个分布区)，仅占总种数的 16.0%。其中，东亚区和印度支那区特有种数最多，分别占本区种数的 72.8%和 47.5%。从上述金缕梅科系统发育和分布式样的分析，可以看出，东亚区和印度支那区的许多特有种，带有古特有种的性质，而其它各区的特有种大多数是新特有种。

3.3 金缕梅科在中国的分布 中国有18属78种，分别为全世界的 60.0% 和 54.2%。按照种/属在我国各省(区)或地区分布的情况（表2)，按种数的多少排列如下：贵州(38/11)、云南（36/11)、广西（27/13)、广东（25/12)、四川（24/9)、(福建 21 /10)、江西(18/12)、浙江（17/10)、湖南（16/10)、海南（16/10）、湖北(16/8)、安徽(12/8)、台湾（8/5)、

江苏 (6/5)、河南 (5/4)、陕西 (4/4)、西藏(4/4)、甘肃 (2 /2)、山东(1/1)、山西 (1/1)。可以看出，我国长江以南地区分布的种数最为丰富；更为重要的是：金缕梅科6个亚科在上述地区均有代表；而且该科现在保存最原始的3个属 *Disanthus*，*Exbucklandia*，*Rhodoleia* 亦分布在这一地区。这对我们下面的讨论将是十分重要的。

表1　金缕梅科各属植物在世界各区的分布
Table 1　The distribution of Hamamelidaceae in various regions in the world

属名 Genus	东亚区 Eastern Asiatic R.	大西洋-北美区 North-American Atlantic R.	伊朗-土兰区 Iran-Turanian R.	苏丹-赞比亚区 Sudano-Zambezi-an R.	马达加斯加区 Mada-gascan R.	印度支那区 Indo-Chinese R.	马来西亚区 Malesian R.	加勒比区 Caribbean R.	开普区 Cape R.	东北澳大利亚区 Northea-st Aus-tralian R.
Disanthus	1/1*									
Exbucklandia	*1/3					0/2	1/1			
Rhodoleia	1/5					2/6	3/3			
Mytilaria	0/1					0/1				
Chunia						1/1				
Liquidambar	1/2	1/1	1/1			1/1		1/2		
Semiliquidambar	3/3									
Altingia	4/6					6/8				
Hamamelis	3/3	2/2						1/1		
Loropetalum	1/3					1/3				
Tetrathyrium						2/2				
Maingaya							1/1			
Embolanthera						1/1	1/1			
Dicoryphe					13/13					
Trichocladus				3/3					2/2	
Ostrearia										1/1
Neostrearia										1/1
Noahdendron										1/1
Corylopsis	29/29									
Eustigma	0/2					2/4				
Fortunearia	1/1									
Sinowilsonia	1/1									
Molinadendron								3/3		
Fothergilla		3/3								
Parrotiopsis			1/1							
Parrotia			1/1							
Sycopsis	2/6					2/6				
Distylium	10/14					1/5				
Matudaea								2/2		
Shaniodendron	1/1									
总种数 No. sp.	59/81*	6/6	3/3	3/3	13/13	19/40	6/6	7/8	2/2	3/3
总属数 No. gen.	6/16*	1/3	2/3	0/1	1/1	3/12	1/4	2/4	0/1	3/3

* 分母代表本区种数，分子代表本区特有种数，下同。
Denominator: the number of species; Numerator: the number of endemic species, the same in following.

* * 分母代表本区属数，分子代表本区特有属数，下同。
Denominator: the number of genera; Numerator: the number of endemic genera, the same in following.

4 讨论

4.1 分布区中心 根据两条原则来确定分布区中心：(1)多度中心，即分布种类最多的地区；(2)多样化中心，即分布的种类能反映该群植物系统演化各主要阶段的地区（路安民，1982)。金缕梅科属及种分布的统计（表1，表2）表明：在东亚区南部及印度支那区北部的种类和数目都是最多的，共有19个属102种植物，分别占总属数的 63.3% 和总种数的 70.8%，显然是该科的多度中心。此外，金缕梅科全部6个亚科在该地区均有代表；原

表2　金缕梅科植物在中国各省(区)的分布
Table 2　The distribution of Hamamelidaceae in China

属 Genus	山西 Shanxi	甘肃 Gansu	陕西 Shanxi	河南 Henan	山东 Shandong	江苏 Jiangsu	安徽 Anhui	浙江 Zhejiang	江西 Jiangxi	福建 Fujian	台湾 Taiwan	湖北 Hubei	湖南 Hunan	广西 Guangxi	广东 Guangdong	海南 Hainan	四川 Sichuan	贵州 Guizhou	云南 Yunnan	西藏 Xizang
Disanthus								1	1				1							
Exbucklandia									1	1			1	3	1	1		3	2	1
Rhodoleia														1	1/3*	1/2		1	2/4	
Mytilaria														1	1				1	
Chunia																1/1				
Liquidambar			1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1
Semiliquidambar								1	2	3			1	1	2	1		2		
Altingia							1	2	3	3			1	2	3	3	3	4	4	1
Hamamelis						1	1	1	1	1		1	1	1			1	1		
Loropetalum				1		1	1	1	1	1		1	1	1/3	1			2	2	
Tetrathyrium														1	1				1/1	
Corylopsis		1					4	3	2	2	2	6	3	2	2	1	1/9	9	5/10	1
Eustigma									1	1	1			2	1	1	1	1/2	2/3	
Fortunearia			1	1		1	1	1	1			1					1			
Sinowilsonia	1	1	1	1								1					1			
Sycopsis			1				1	1	2	3	1	1	2	3	2	1/2	3	4	1/3	
Distylium							1	4	1	4	2	3	3	5	6	1/3	3	2/8	1/5	
Shaniodendron						1/1														
总种数 No. sp	1	2	4	5	1	1/6	12	17	18	21	8	16	16	1/27	1/25	4/16	1/24	3/38	12/36	4
总属数 No. gen	1	2	4	4	1	5	8	10	12	10	5	8	10	13	12	10	9	11	11	4

* 分母代表本区种数，分子代表本区特有种数，下同。
Denominator: the number of species; Numerator: the number of endemic species, the same in following.

始的双花木亚科、马蹄荷亚科和红花荷亚科，也集中分布在上述地区，只有少数种类散布到马来西亚区。壳菜果亚科全部2个属均是东亚区和印度支那区分布。枫香亚科3个属在这两个分布区都有代表，其中，枫香属的两个组，即原始的有花萼的枫香树组及较进步的无花萼的苏合香组亦都分布到我国的南部和西南部，而西亚、北美和中美只间断分布着苏合香组。在类群最多的金缕梅亚科中，不同演化水平的全部4个族都有代表分布到东亚区和印度支那区。其中蜡瓣花族中种类最多的蜡瓣花属共2 组，子房与萼筒分离的原始蜡瓣花组 Sect. Henryana 及子房与萼筒合生的蜡瓣花组 Sect. Corylopsis 也见于上述地区。弗特吉族中无花瓣的银缕梅属为我国江苏南部特有。在金缕梅族的3个亚族中，除

了 Dicoryphinae 亚族为分布南半球外，其余2个亚族主要分布于东亚区。因此，东亚区南部到印度支那区北部也是现存该科植物的多样化中心。因而，金缕梅科的分布区中心在中国长江以南至中南半岛北部地区。

4.2　化石历史　金缕梅科的化石证据发掘得比较丰富，迄今为止，代表着5个亚科的14个属有化石记录。这就为我们探讨该科的起源提供了有价值的古植物证据（参考文献详见本文第二部份）。最早的化石记录普遍发现于晚白垩纪，在欧洲和北美都有不少记录。例如，分布于我国和日本的双花木属和分布于东亚区及印度支那区的红花荷属的种子化石发现于中欧的晚白垩纪。枫香属的果序化石发现于俄罗斯与我国黑龙江接壤的阿穆尔河地区，它的花粉化石发现于美国，均是在晚白垩纪，现代分布区在西亚、东亚和美国。金缕梅属花的化石发现于瑞典南部的晚白垩纪，现代只间断分布于东亚、北美和中美。上述4个类群分别代表了4个不同演化水平的亚科。在第三纪，从古新世到上新世的不同时期，该科的大量化石发现于亚洲、欧洲和北美洲。例如：马蹄荷属的花粉、果实和叶片化石分别发现于美国和新疆的古新世、晚渐新世和中新世，现代分布中心在我国的南部和西南部。蕈树属的种子化石发现于美国的中始新世，它的现代分布中心也在我国南部、西南部和中南半岛。金缕梅亚科 *Dicoryphe* 的花粉化石发现于苏格兰的第三纪，而现代仅局限地分布于非洲马达加斯加岛和科摩罗群岛，是当地的特有属。金缕梅亚科蜡瓣花族唯一的蜡瓣花属的花粉、种子、果实及叶片化石几乎遍布于欧洲的第三纪各个时期，并在美国阿拉斯加的晚始新世发现有叶片化石；现存大多数种类分布于我国的南部和西南部，只有少数种散布到朝鲜、日本、印度和不丹等地。金缕梅亚科秀柱花族的牛鼻栓属为我国特有属，它的蒴果和种子化石发现于欧洲的中新世及日本的晚上新世。与它近缘的山白树属也是我国特有属，在欧洲的古新世发现有该属的化石，这两属主要分布于我国的川东、鄂西地区。在金缕梅亚科没有花瓣的 Fothergilleae 族中，*Fothergilla* 的现代分布仅局限于北美，它的叶片化石发现于美国的中始新世，花粉和叶片发现于波兰和格鲁吉亚的中新世—上新世。种类较多的蚊母树属分布于东亚区、印度支那区和马来西亚区，它的叶片化石先后发现于日本和美国的始新世和中始新世，在格鲁吉亚的中新世—上新世以及在德国的晚中新世也发现它的花粉和叶片化石。从金缕梅属中分出的银缕梅属特产于我国江苏，它的叶片化石发现于我国山东的中新世。各属化石发现的地质年代见 Fig. 10。

根据化石证据、原始类型的分布以及外类群的分布，下面将讨论金缕梅科植物可能的起源地和时间。

双花木属和红花荷属被公认为现代金缕梅科最原始的类群，它们的化石均在晚白垩纪分布到中欧地区。代表着不同演化阶段的枫香属、金缕梅属及 *Parrotia* 的化石也发现于晚白垩纪的欧洲和美国。可见，在晚白垩纪，金缕梅科植物的分布区是连成一片的，它们遍布于北半球的欧亚大陆和北美。至今在南半球没有发现金缕梅科的任何化石记录。现代分布于南半球的5个属都不是金缕梅科中最原始的类型。因此，金缕梅科植物起源于劳亚古陆得到化石证据的支持。

我们将属于"低等"金缕梅类（Endress，1989c）的其它科作为是金缕梅科的外类群，它们是昆栏树科 Trochodendraceae、水青树科 Tetracentraceae、连香树科 Cercidiphyllaceae、折扇叶科 Myrothamnaceae、领春木科 Eupteleaceae 和悬铃木科 Platanaceae。其中，

除了较进步的折扇叶科属于马达加斯加区和苏丹-赞比亚西区分布外，四个原始的科和悬铃木科（单属科）中最原始的1 种现代只分布于东亚区和东南亚区北部（路安民等，1993）。同时结合面提到的金缕梅科中3个原始属分布于东亚区南部到印度支那区北部的

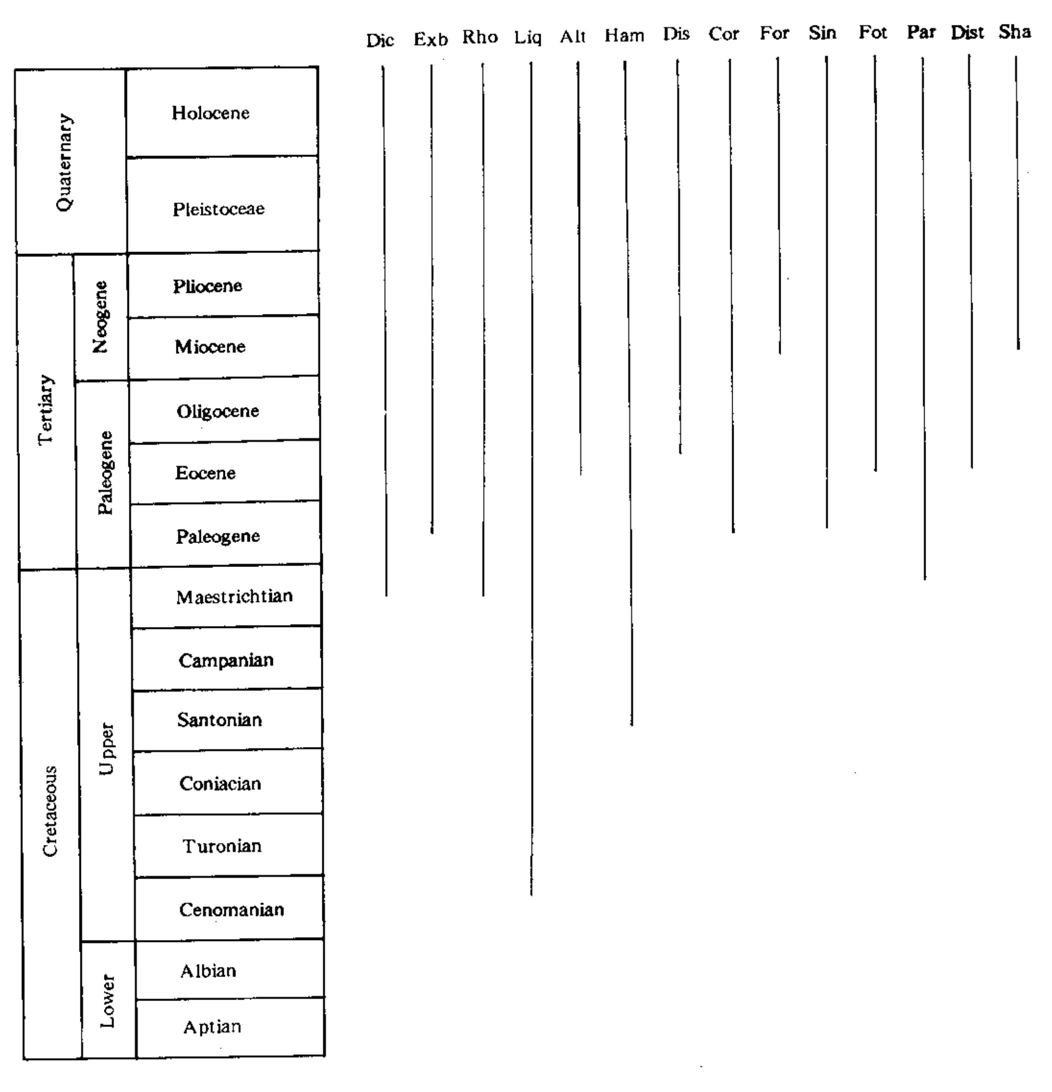


Fig. 10 The earlist occurrences of the extant genera in Hamamelidaceae

事实，根据共同起源的原理，它们的共同祖先可能发生于这个地区。

在金缕梅科植物中，枫香属的花粉化石在晚白垩纪的赛诺曼期 Cenomanian 就已出现了，双花木属、红花荷属及金缕梅属的化石植物在晚白垩纪也已存在。而值得注意的是，较为进步的枫香属的化石出现的时间这么早，尤其是在晚白垩纪 Santonian-Campanian 期发现于瑞典保存很好的花的化石，十分相似于现存的金缕梅属植物（Endress *et al.*，1991；Friis *et al.*，1989；Friis，1985），而金缕梅属的进化水平也比较高。这种从原始到进步的类群在晚白垩纪的出现，并在早第三纪更加繁荣的事实，使我们推断金缕梅

科曾经有一个很长的白垩纪历史，至少在早白垩纪，金缕梅科植物的先驱就已经出现了。

4.3　现代分布区形成的原因　金缕梅科植物在晚白垩纪到第三纪中期，曾广泛地分布于北半球，不同进化水平的双花木亚科、壳菜果亚科、红花荷亚科、枫香亚科以及金缕梅亚科植物在欧亚大陆和北美都有代表。根据古地理及古气候资料，晚白垩纪北半球的气候普遍温暖，气候纬度性的差别不大明显。我国东北地区属亚热带，气候温暖湿润，属于以常绿阔叶林为主的植被类型（孙湘君，1979）。早白垩世北半球南部属于热带和亚热带干旱气候，北方的西伯利亚区属暖温带湿润气候。北美洲属于热带和亚热带湿润气候（郭双兴，1986）。那时，欧亚与北美的植物存在密切联系，近半数植物是共有的（曾文彬，1989，1983；黎文本，1983；Litele，1983）。甚至在第三纪初，虽然北美完全脱离了欧亚大陆，但由于当时气候温暖，植物相互交流的机会仍然存在。

第三纪末期，全球温度逐渐变冷，特别是第四纪冰川北半球大部分地区遭受冰盖（王荷生，1992），气候剧变及严寒恶劣的环境对金缕梅科这样一个亚热带和热带性质的类群极为不利，很多类群在中纬度和高纬度地区逐渐绝灭，其分布区也随之明显向南收缩，只有在一些局部的植物"避难所"，如高加索地区，东亚地区（特别是热带亚热带山区）以及北美的东南部等地保存下来。例如，双花木属、红花荷属、蜡瓣花属及 *Parrotia* 这些曾分布于欧洲和美国的植物，现在就只保存在我国南部或高加索地区。壳菜果属、蕈树属和蚊母树属曾在北美分布，现在则仅主要分布于东亚，在北美全部绝迹。牛鼻栓属和山白树属都已从日本以北直至欧洲全部绝灭，现在主要保存在我国的川东—鄂西等地。在我国，冰川作用的早期以后，秦岭山脉就逐渐隆升到现在的海拔高度，成为西伯利亚冷空气团向我国中部和南部移动的天然障壁，随着北部过来的冷空气的堵塞，我国中部和南部地区的气候变得比较潮湿和温暖（Ying *et al.*，1993），在更新世后没有发生过重大的地质变迁和气候变化，因而相对稳定（张宏达，1994，1980，1960）。东亚区的南部以南地区也就成为现代金缕梅科植物最丰富的地区。北美的地质几经变迁，在白垩纪末，中部被海浸所淹没，在第三纪—第四纪又出现了几次冰川，西部气候寒冷而干燥，但东部的地层比西部古老，从密西西比河到佛罗里达是白垩纪—第三纪植物区系的温床，第四纪冰川对它的破坏远比西部轻微（曾文彬，1989；张宏达，1986）。因此，枫香属和金缕梅属植物形成了现代间断分布于西亚、东亚及北美东南部的分布式样。而 *Fothergilla* 也从欧洲绝灭，现仅存活于美国东南部较温暖的地方。在气候温暖的中美洲，也就分化出 *Molinadendron* 和 *Matudaea* 两个演化水平较高的属。

属于冈瓦纳古陆的一部分的印度板块（包括喜马拉雅地区），从晚白垩纪开始向北漂移，并在第三纪中新世与欧亚大陆相撞（张宏达，1984；陈介，1983），在喜马拉雅开始隆起的时期，该地区仍然保持着温暖湿润的气候，成为劳亚古陆区系成分向印度板块散布的通道（郭双兴等，1989）。金缕梅科现在分布于这一地区的7属8种植物 *Exbucklandia populnea*，*Liquidambar formosana*，*Altingia excelsa*，*Corylopsis himalayama*，*Loropetalum chinense*，*L. indicum*，*Sycopsis griffithiana* 及 *Distylium indicum*（程树志等，1985），全部属和多数种都是和东亚区或东南亚地区共有的，无疑是中新世以后散布的，并在那里得以分化，出现了3个特有种。

现在的问题是如何解释间断分布于南半球5个属的形成。我们试作如下三种不同的解

释：a. 在冈瓦纳古陆和劳亚古陆分离后，两个陆块之间还存在岛屿联系，祖先类型由劳亚古陆通过欧洲散布到非洲；通过太平洋的若干岛屿散布到澳大利亚，并在两陆块各自分化成特有属。第三纪 *Dicoryphe* 的花粉化石在苏格兰地区的发现，似乎支持了这样的分析。b. 根据 Endress (1989a) 对金缕梅亚科所作的系统发育的分析，分布于非洲东部、南部和马达加斯加的两个属及分布于澳大利亚东北部昆士兰区的三个特有属，它们由于具有许多共同性状而存在着密切的亲缘关系，均在同一个亚族中，这群植物在金缕梅科中也是相对独立的类群。系统发育上的孤立和地理分布上的间断，也可能应当把它们与分布在劳亚古陆的类群分开，独立为另一个新科，这仅是笔者的推测，还有待于进一步研究。c. 金缕梅科植物现代分布南北两半球的分布格局，顺理成章的解释应当是该科植物在冈瓦纳古陆和劳亚古陆尚未分离之前的联合古陆就起源了，至少已出现了它们的祖先类型。根据地史资料，那就必然将金缕梅科的起源时间追溯到早侏罗纪，甚至于三迭纪。而到现在为止，尚未发现确实可靠的化石证明被子植物在这一时代就起源了。就金缕梅科而论，在原属冈瓦纳古陆的地区，既没有任何化石证据，也没有现存该科的原始类型。因此，我们还难作出这样的肯定。但是，根据花药室1瓣开裂的花的化石（金缕梅属）发现于晚白垩纪 Santonian 或早 Campanian 时期 (Endress, 1991; Friis *et al.*, 1989) 这一事实，分布于南半球的这5个属（也是花药室1瓣开裂）可能在晚白垩纪也已出现了。

参　考　文　献

中国科学院«中国新生代植物»编写组, 1978. 中国植物化石. 第三册. 中国新生代植物. 北京: 科学出版社, 1—232

王荷生, 1992. 植物区系地理. 北京: 科学出版社, 1—180

邓懋彬等, 1992a. 银缕梅属——中国金缕梅科一新属. 植物分类学报, **30** (1): 57—61

邓懋彬等, 1992b. 弗特吉族在中国的发现及其意义. 植物资源与环境, **1** (1): 30—35

孙湘君, 1979. 中国晚白垩世-古新世孢粉区系的研究. 植物分类学报, **17** (3): 8—24

陈介, 1983. 国产酸杆属与印度板块漂移. 植物分类学报, **21** (4): 416—422

张宏达, 1960. 广东植物区系的特点. 中山大学学报(自然科学版), No. **1960** (1): 1—34

张宏达(编辑), 1979. 金缕梅科. 中国植物志, 第35卷 第2分册. 北京: 科学出版社, 36—116

张宏达, 1980. 华夏植物区系的起源与发展. 中山大学学报(自然科学版), **1980** (1): 89—98

张宏达, 1984. 从印度板块的漂移论喜马拉雅植物区系的特点. 中山大学学报（自然科学版）, **1984** (4): 93—101

张宏达, 1986. 大陆漂移与有花植物区系的发展. 中山大学学报(自然科学版), **1986** (3): 1—11

张宏达, 1994. 再论华夏植物区系的起源. 中山大学学报(自然科学版), **33** (2): 1—9

张志耘, 路安民, 1989. 论交让木科的系统位置. 植物分类学报, **27** (1): 27—38

张金谈, 1958. 枫香属现代的和某些化石的花粉形态特征. 植物学报, **7** (4): 215—229

张金谈, 1979. 从孢粉形态特征试论植物某些类群的分类与系统发育. 植物分类学报, **17** (2): 1—8

吴征镒, 1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, **1** (1): 1—22

吴征镒, 1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 增刊Ⅳ. 1—139

应俊生, 张志松, 1984. 中国植物区系中的特有现象——特有属的研究. 植物分类学报, **22** (4): 259—268

李浩敏, Hickey L J, 1988. 金缕梅科(广义)的叶结构及分类. 植物分类学报, **26** (2): 96—110

郑勉, 1984. 我国东部植物与日本植物的关系. 植物分类学报, **22** (1): 1—5

郭双兴, 1983. 我国晚白垩世和第三纪植物地理区与生态环境的探讨. 中国古生物地理区系. 北京: 科学出版社, 164—177

郭双兴, 1986. 我国及北半球白垩纪植物面貌和演化. 古植物学与孢粉学文集, No. **1**: 33—44

郭双兴, 陈吉琳, 1989. 喜马拉雅山区新生代植物群与聚煤环境. 古生物学报, **28**(4): 512—521
陶君容, 1992. 中国第三纪植被和植物区系历史分区. 植物分类学报, **30**(1): 25—43
高蕴璋, 1989. 海南种子植物科属与邻近地区科属关系的初步研究. 广西植物, **9**(3): 211—219
黄桂玲, 1986. 中国产金缕梅科木材的比较解剖. 中山大学学报(自然科学版), No. **1**: 22—28
黄桂玲, 李正理, 1982. 山铜材属(*Chunia*)木材和比较解剖观察. 植物学报, **24**(6): 506—511
曾文彬, 1983. 福建植物区系与植物地理区域. 厦门大学学报(自然科学版), **22** (2): 217—226
曾文彬, 1989. 板块构造对我国东南沿海地区植物区系与东亚—北美间断分布的 关系. 厦门大学学报(自然科学版), **2**(4): 410—413
程树志, 倪志诚, 1985. 南迦巴瓦峰地区植物区系概貌. 山地研究, **3**(4): 284—290
塔赫他间 A. (1978)著, 黄观程译, 1988. 世界植物区系区划. 北京: 科学出版社, 1—311
路安民, 1982. 论胡桃科植物的地理分布. 植物分类学报, **20**(3): 257—274.
路安民, 李建强, 陈之端, 1993. "低等"金缕梅类植物的起源和散布. 植物分类 学报, **31**(6): 489—504.
戴蕃瑨, 1982. 中国金缕梅科地理分布的初步探索. 西南师范学院学报, **1982** (3): 58—71
潘开玉, 杨亲二, 1994. 双花木属和壳菜果属(金缕梅科)的核型研究. 植物分类学 报, **32**(3): 235—239
潘开玉, 路安民, 温洁, 1990. 金缕梅科(广义)叶表皮特征. 植物分类学报, **28**(1): 10—26
黎文本, 1983. 中国早白垩世孢粉植物群及其地理分区. 中国古生物地理区系. 北京: 科学出版社, 142—151
Ananova E N, 1982. The pollen of *Disanthus* (Hamamelidaceae) in the Miocene of eastern Europe. Bot Zh (Leningr.), **67**(4): 533—536
Axelrod D I, 1966. The Eocene Copper Basin flora of northeastern Nevada. Univ Calif Publ Geot Sci, **59**: 1—125
Bande M B, 1986. The Tertiary floras southeast Asia with remarks on its paleoenvironment and phytogeography of the Indo-Malayan region. Rev Palaeobot Palynol, **49**(3/4): 203—233
Bogle A L, 1970. Floral morphology and vascular anatomy of the Hamamelidaceae: The apetalous genera of Hamamelidaceae. J Arn Arb, **51**: 310—366
Bogle A L, 1986. The floral morphology and vascular anatomy of the Hamamelidaceae: subfamily Liquidambaroideae. Ann Missouri Bot Gard, **73**: 325—347
Bogle A L, 1989. The floral morpology, vascular anatomy and ontogeny of the Rhodoleioideae (Hamamelidaceae) and their significance in relation to the "lower" hamamelids. In: Crane P R, Blackmore S eds. Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae, Vol. 1: Introdution and 'lower' Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 201—220
Bogle A L, 1990a. Comparative ontogeny of the inflorescence and flower of *Hamamelis virginiana* and *Loropetalum chinense* (Hamamelidaceae). Amer J Bot, **77**(1): 77—91
Bogle A L, 1990b. Multilacunar nodal anatomy in *Mytilaria* (Hamamelidaceae). J Arn Arb, **71**: 111—118
Bogle A L, 1991. A second multilacunar noday type in Hamamelidaceae. Harvard Papers in Botany, No. **3**: 65—70
Bogle A L, Philbrick C T, 1980. A generic atlas of Hamamelidaceous pollens. Contr Gray Herb, No. **210**: 29—103
Brown R W, 1962. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. U S Geol Surv Prof Paper, **1**: 119
Chaney R W, Axelrod D I, 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Carnegie Inst Washington Publ, **617**: 1—237
Dahlgren R, 1977. A commentary on a diagrammatic presentation of the angiosperms in relation to the distribution of character states. Pl Syst Évol Suppl, **1**: 253—283
David K F, 1989. A survey of the Liquidambaroideae (Hamamelidaceae) with a view to elucidating its fossil record. In: Crane P R, Blackmore S eds. Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae, Vol 1: Introdution and 'lower' Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 249—272

Endress P K, 1969. Molinadendron, eine neue Hamamelidaceae-Gattung aus Zentralamerika. Bot Jahrb Syst, **89**: 353—358

Endress P K, 1970. Die Infloreszenzen der apetalen Hamamelidaceen, ihre grundsatzliche morphologische und systematiche Bedeutung. Bot Jahrb Syst, **90**: 1—54

Endress P K, 1971. *Distyliopsis* (Hamamelidaceae) new for Taiwan and Burma. Blumea, **19** (1): 105—107

Endress P K, 1978. Stipules in *Rhodoleia* (Hamamelidaceae). Pl Syst Evol, **130**: 157—160

Endress P K, 1989a. Phylogenetic relationships in the Hamamelidoideae. In: Crane P R, Blackmore S eds. Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae, Vol 1: Introdution and "lower" Hamamelidae. Oxford: Clarendon Press, 227—248

Endress P K, 1989b. A suprageneric taxonomic classification of the Hamamelidaceae. Taxon, **38** (3): 371—376

Endress P K, 1989c. Aspects of evolutionary differentiation of the Hamamelidaceae and the 'Lower' Hamamelidae. Pl Syst Evol, **162**: 193—211

Endress P K, Friis E M, 1991. *Archamamelis*, Hamamelidalean flowers from the Upper Cretaceous of Sweden. Pl Syst Evol, **175**: 101—114

Endress P K, Hyland B P M, Tracey J G, 1985. *Noahdendron*, a new Australian genus of the Hamamelidaceae. Bot Jahrb Syst, **107**: 369—378

Friis E M, 1985. Structure and function in Late Cretaceous angiosperm flowers. Biol Skr Dan Vidensk Sels, **25**: 1—37

Friis E M, Crane P R, 1989. Reproductive structure of Cretaceous Hamamelidae. In: Crane P R, Blackmore S eds. Evolution, Systematics and Fossil History of the Hamamelidae, Vol 1: Introduction and "Lower" Hamamelidae, Oxford: Clarendo Press, 155—174

Gaponoff S L, 1984. Palynology of the silverado formation (Late Paleocene), riverside and orange counties, California. Palynology, **8**: 71—106

Gregor H J, 1978. Die Miozanen Frucht-und Samen-floren der oberpfalzer Braunkohle I. Funde aus dem sandigen Zwischenmitteln. Palaeontographica, **167** (B): 8—103

Gregor H J, 1990. Contributions to the Late Weogene and early Quaternary floral history of the Mediterranean. Rev Palacobot Palynol, **2**: 309—338

Gu Y, et al., 1991. On the relationships of eastern Asian-north American vicarious species and related taxa of *Liquidambar*. Cathaya, **3**: 29—36

Hably L, Szakaly M, 1989. The catalogue of leaf-fossil types preserved in Hungary. Budapest: Publ House of Hungarian Acadamy of Sciences, 1—253

Harms H, 1930. Hamamelidaceae. In: Engler A & Prantl K eds. Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Band 18a. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 303—345

Hedlund R W, 1966. Palynology of the red branch member of the woodbine formation (Cenomanian) Bryar County Oklahoma. Oklahoma Geol Surv Bull, **112**: 1—69

Hu S Y, 1980. The Metasequoia flora and its phytogeographic significance. J Arn Arb, **61**: 41—94

Huber H, 1963. Die Verwandtschaftsverhaltnisse der Rosifloren. Mitt Bot Munchen, **5**: 1—48

Huzioka K, 1970. The Eocene flora of the Ube Coalfield, southwest Honshu. Japan J Min Coll Akita Univ. Ser A, **4** (5): 1—88

Huzioka K, 1972. The Tertiary floras of Korea. J Mining Coll Akita Univ Ser. A, **5**: 1—105

Knobloch E, 1969. Tertiäre Floren von Mähren. Vol 8. Brno Moravske Museum.

Kolakovzkü A A, 1964. Pliocenovaja flora Kodora. Trudy Suchum Bot Sada AN Gruz SSR Monografu, **1**: 1—220

Koch B E, 1963. Fossil plants from the Lower Paleocene of the Agatdalen Area, Central Nugssuaq peninsula. North-West Meddelelser om Greenland, **172**: 1—120

Krakowie W, 1985. A catalogue of the types of fossil species and intraspecific taxa kept in the Museum of the Department of Palaeobotany Institute of Botany Polish Academy of Sciences, Krakow. Acta

Palaeobot, 21—32

Kuprianova L A, 1960. Palynological data contributing to the history of *Liquidambar*. Pollen et Spores, **2** (1): 71—88

Lakhanpal R N, 1958. The rugada flora of west central Oregon. Univ Calif Publ Greot Sci, **35**: 1—66

Litele E L, 1983. North American trees with relationships in eastern Asia. Ann Missouri Bot Gard, **70**: 605—615

Mac Ginitie H D, 1969. The Eocene Creen River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah. Univ Calif Publ Geol Sci, **83**: 1—202

Mai D H, 1986. Monographic der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. Rozpr Ustre Ust Geol, **47**: 1—219

Margaret T H, Parks C R, 1994. Genetic divergenic in *Liquidambar styraciflua*, *L. formosana* and *L. acalycina* (Hamamelidaceae). Syst Bot, **19** (2): 308—316

PanK Y, Lu A M, Wen J, 1991. A systematic study on the genus *Disanthus* Maxim. (Hamamelidaceae). Cathaya, **3**: 1—28

Shaw H K A, 1973. In: Willis J C ed. A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns. London: Cambridge University Press

Simpson J B, 1936. Fossil pollen in Scottish Tertiary Coals. Proc Roy Soc Edinburgh, **56**: 90—108

Smiley C J, 1985. Composition of the Miocene Clarkia flora. In: Smuley C J ed. Late Cenozoic History of the Pacific Northwest, 95—112

Stachurska A, Sadowska A, Yjor S D, 1973. The Neogene flora at Sosnica near Wroclaw in the light of geological and palynological investigations. Acta Palaeobot, **14** (3): 147

Stuchlik L, Shatilova I, 1987. Palynological study of Neogene deposite of southern Poland and western Georgia. Acta Palaeobot, **27** (2): 21—52.

Tiffney B H, 1986. Fruit and seed dispersal and the evolution of the Hamamelidae. Ann Missouri Bot Gard, **73**: 394—416

Uemura K, 1988. Late Miocene Floras in Northeast Honshu, Japan. Tokyo: National Science Museum

Van der Burgh J, 1988. Some local floras from the Neogene of the lower Rhenish basin. Tertiary Res, **9**: 181—212

Wolfe J A, 1966. Tertiary stratigraphy and paleobotany of the Cook Inlet region, Alaska. U S Geol Surv Prof Pap, **398**-A: 1—29.

Wolfe J A, 1968. Paleogene biostratigraphy of nonmarine rocks in King County, Washington. U S Geol Surv Prof Pap, **571**: 1—33

Wolfe J A, 1973. Fossil forms of Amentiferae. Brittonia, **25** (4): 334—355

Wolfe J A, 1977. Paleogene floras from the Gult of Alaska region. U S Geol Surv Prof Pap, **997**: 1—108

Ying T S, Zhang Y L, Boufford D E, 1993. The Endemic Genera of Seed Plants of China. Beijing: Sciences Press, 1—824

Zhilin S G, 1989. History of the development of the temperate forest flora in Kazakhstan USSR from the Oligocene to the early Miocene. Bot Rev, **55** (4): 205—330